ÉTUDE MICROBIOLOGIQUE DES LITIÈRES

(COMMENTAIRES SUR LES DONNÉES EXPÉRIMENTALES RECUEILLIES A L'E.N.S.A.N. DEPUIS 1963)

par

M. F. MANGENOT (1)

La décomposition des litières est mieux connue sous ses aspects cinétiques et biochimiques que du point de vue microbiologique. De très nombreux travaux ont cependant été consacrés à ce dernier problème ; mais bien rares sont les auteurs qui ont pris en considération l'ensemble de la microflore. Les uns sont des mycologues étudiant la succession des champignons sur les organes aériens morts (PUGH, 1958 - HUDSON et WEBSTER, 1958 - KENDRICK et BURGES, 1962 - HOGG et HUDSON, 1966), d'autres des bactériologistes (p. ex. STEVENSON, 1962). Ou bien encore ce sont des écologistes considérant la microflore dans son ensemble sans en faire l'analyse détaillée (WITKAMP, 1960,1963). Ni les uns ni les autres ne peuvent nous fournir d'indications précises sur la spécificité de la microflore des litières, soit parce qu'ils se sont attachés chacun à une seule espèce végétale prise dans son habitat naturel et les comparaisons ne sont alors pas possibles entre les différents travaux, soit parce qu'ils se contentent d'analyser l'effet global de la microflore au sein d'une cœnose complexe.

Certains pourtant ont étudié de façon assez précise l'ensemble des microorganismes présents sur certaines litières, mais il s'agit alors généralement de comparer celles des conifères à celles des feuillus (SAITO, 1956, 1960 - SOWDEN et IVARSON, 1959 - MEYER, 1959-1960). Même lorsque le choix du matériel s'élargit, on n'envisage que les arbres (LUPPI-MOSCA, 1961, pour les champignons). On sait pourtant depuis longtemps — comme HÖHNE le rappelait en 1963 — que les herbes et arbustes fournissent des apports quantitativement aussi importants, même en milieu forestier, et qu'il n'est pas possible de négliger leur rôle dans la formation des humus (HANDLEY, 1954). Mais il n'est pas facile de préciser ce rôle car ces plantes croissent en associations plus ou moins complexes, entre elles et avec les mousses et les phanérophytes, de sorte que l'influence de l'espèce est masquée par les interférences du groupement et par l'action des facteurs édaphiques et climatiques.

Pour préciser les relations spécifiques de la végétation et de la microflore on est amené à séparer la litière de son milieu naturel et à travailler *in vitro* sur des matériels purs, dans des conditions définies. C'est à cette solution que se sont ralliés MIKOLA et HINTIKKA (1956) et c'est elle que nous avons adoptée à notre tour, tout au moins dans la première étape de nos travaux.

I. — MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les recherches que nous avons consacrées d'autre part à *Melandryum rubrun* (JACQUIN et MANGENOT, 1964) nous ont incités, en premier lieu à étudier la décomposition des feuilles de cette plante (N. HUGO). Elle est intéressante, non seulement en raison de ses

(1) Les travaux dont nous rendons compte ici ont fait l'objet de trois diplômes d'études supérieures déjà obtenus ou à obtenir : M[lle] N. HUGO, 1963 - M[lle] A. THIRY, 1964 - M[me] F. RAVET, non publié. Ils ont été complétés au laboratoire de Botanique en 1965-66 par M[me] DURAND, biologiste du C.N.R.S.

aptitudes à fournir des produits sombres par oxydation de son suc, mais aussi par sa richesse en azote et par l'absence de toxicité de ses autolysats (MANGENOT, 1963). Cependant on la rencontre aussi bien sur les sols acides des Vosges que sur les rendzines de la plaine ou sur les sols hydromorphes de prairie. Aussi sa décomposition a-t-elle été étudiée entre deux couches de sable blanc, pur ou additionné de $CaCO^3$ et à deux degrés d'humidité correspondant à 60 et 100 % de la capacité de rétention du sol utilisé.

La décomposition des feuilles de pommier (A. THIRY) avait été envisagée en relation avec le problème de la conservation de la tavelure. Nous mentionnerons ici les principaux résultats obtenus dans les cas où ces feuilles se décomposent seules ou, au contraire, mêlées à des feuilles de *Melandryum*. Là encore on a opéré dans des conditions diverses, les feuilles étant disposées sous une certaine épaisseur de sol ou en surface de celui-ci ; on a recouru encore une fois à du sable, ferrugineux dans ce cas, pur et acide ou additionné de $CaCO^3$. Cependant les résultats en milieu neutre étaient tellement semblables à ceux obtenus en milieu acide que nous rapporterons seulement ces derniers.

Enfin F. RAVET a étudié parallèlement la décomposition de feuilles de myrtille (*Vaccinium myrtillus*) et de fétuque (*Festuca sylvatica*) et de sommités de callune (*Calluna vulgaris*), c'est-à-dire de feuilles et d'extrémités de jeunes rameaux. Ces trois plantes avaient été récoltées simultanément au voisinage immédiat du col du Haut-Jacques (Vosges) et ont été disposées, comme celles de pommier, sur sable ferrugineux de grès vosgien, maintenu à sa capacité de rétention et à son pH acide normal. L'année suivante, un lot de feuilles de ces mêmes espèces a été conservé sur sable blanc dans deux conditions différentes d'humidité : imbibition constante et humectation chaque semaine ; les analyses n'ont alors été faites qu'après un an, à l'exception de quelques examens macroscopiques périodiques.

A. - Préparation des litières.

Les feuilles sont récoltées en automne peu avant leur chute, si elles sont caduques. Il s'agit, en tous cas, de feuilles vivantes et apparemment saines. Elles font immédiatement l'objet d'une analyse microbiologique puis sont séchées à l'air à température ordinaire et enfin broyées de façon à traverser entièrement un tamis n° 20.

B. - Préparation du sol artificiel.

On prépare des pots constitués chacun d'un tube de matière plastique de 150 mm de diamètre et 200 mm de haut obturé à son extrémité inférieure par une feuille de tissu de verre soutenue par un tulle de tergal. Chaque pot reçoit 600 g de grès vosgien tamisé ou d'un mélange de sable blanc et de 2 % de bentonite que l'on imbibe par capillarité à l'aide de la quantité voulue d'eau distillée.

C. - Conduite de l'expérience.

15 g de feuilles broyées sont placées sur une feuille de tissu de verre et arrosées de 30 ml d'une suspension de sol. Cette dernière est obtenue en délayant aseptiquement 7,5 g environ de terre dans 900 ml d'eau et en laissant décanter pendant quelques minutes. La terre utilisée pour préparer l'inoculum est généralement un terreau de pH 5,8 prélevé en un point déterminé de l'alpinum du Jardin botanique de la Ville de Nancy. Mais nous avons aussi employé (*Melandryum* sur sol neutralisé) le sol (pH 7,4) de ce même jardin sans observer de différences dans nos résultats. Enfin pour le pommier et la litière mixte nous avons eu recours au limon d'un verger de la région.

Pour chaque espèce et chaque traitement on prépare ainsi 10 pots semblables que l'on place dans une armoire peu éclairée maintenue à la température du laboratoire, soit aux environs de 20 - 22° C. Chaque semaine les pots sont ramenés à leur humidité initiale en leur ajoutant assez d'eau pour rétablir leur poids de départ, déduction faite des pertes de matière organique. Pour les trois litières forestières une partie des pots est maintenue en humidité constante en recouvrant la litière de plusieurs couches de tissu de verre constamment humecté.

Périodiquement les pots sont examinés, leur aspect est noté ainsi que les fructifications qu'ils portent éventuellement ; en outre à des dates de plus en plus espacées on prélève 1 ou 2 pots de chaque espèce et traitement et on soumet leur contenu à une analyse microbiologique. Sur le matériel inutilisé pour celle-ci on détermine la perte de poids, le pH et divers constituants.

D. - Analyse microbiologique.

Elle est effectuée sur environ 1 g de produit (poids frais) prélevé de manière à représenter autant que

possible les différents aspects offerts par le pot (différences de coloration en particulier).

Le prélèvement est rapidement broyé dans quelques ml d'eau stérile puis introduit dans un ballon contenant 1 l d'eau distillée stérile et le tout est agité mécaniquement pendant 20 min. On laisse déposer les grosses particules et l'on recueille 10 ml de surnageant, constituant une dilution 10^{-3} que l'on traite suivant la méthode classique.

Le reste du surnageant est rejeté et le dépôt est lavé à plusieurs reprises par 1 l d'eau distillée stérile dans les mêmes conditions que ci-dessus. Après des lavages prolongés pendant 3 h, les fragments solides sont ensemencés en les plaçant sous des disques de gélose nutritive de 15 mm de diamètre. On peut ainsi analyser, par boite de Petri, 7 à 8 fragments sans que les espèces envahissantes passent de l'un à l'autre.

Les milieux utilisés pour ces analyses sont :

1) gélose au malt (1,5 %),
2) gélose peptonée (1 %), glucosée (0,5 %), enrichie d'extrait de levure (0,3 %),
3) gélose à l'autolysat de feuilles, selon MANGENOT (1963),
4) gélose à la pectine selon WIERINGA,
5) milieu à la cellulose (papier filtre déposé sur une gélose saline),
6) pour l'étude des fragments lavés on utilise une gélose au malt additionnée d'antibactériens : sulfate de streptomycine, rose bengale, chloramphenicol.

TABLEAU I
PERTES DE POIDS DES LITIERES ET EVOLUTION DE LEUR pH

Dates	Melandryum		Mixte	Pommier		Callune		Myrtille		Fétuque	
	pH 6	pH 8	pH 8	S	H	S	H	S	H	S	H
8 j.	—	—	37,0	18,0	19,0	5,2	—	5,5	—	13,8	—
			7,9	**6,8**	**6,7**	**4,7**		**5,5**		**6,4**	
15 j.	—	—	38,0	23,0	24,0	—	—	—	—	—	—
			8,0	**6,9**	**7,0**						
20 j.	60.4	49,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28 j.	—	—	57,0	34,0	49,4	10,3	—	10,2	—	20,5	—
			9,7	**7,6**	**7,9**	**5,2**		**5.5**		**6,6**	
40 j.	69,7	66,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
55 j.	—	—	—	—	—	11.6	—	12.5	—	30,5	—
						5,0		**5,5**		**6.5**	
80 j.	78.2	21,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
120 j.	82.6	77,0	67,0	55,0	62,0						
				7,9	**7,7**	**6,6**		**6,2**		**7,0**	
1 an	—	—	—	—	—	70,3	74,5	64,9	74,4	66,2	71,3
						6,3	**6,0**	**6,9**	**6,7**	**6,8**	**6,6**

pH : sauf indication contraire, le pH du sol est de 6,0.
S : litière disposée sur le sol et soumise à des conditions fluctuantes d'humidité.
H : litière enfouie ou soumise à une humidité élevée et constante.
Les chiffres en caractères gras représentent le pH de la litière.

II. — RÉSULTATS

Ils sont consignés dans le tableau I pour les pertes de poids et le pH et dans les tableaux II et IV pour les populations microbiennes totales. On sait qu'il ne faut pas attendre de numérations effectuées par dilution des renseignements d'une grande précision et, qui plus est, nos résultats reposent sur l'analyse, à chaque époque, d'un seul échantillon. Il en résulte qu'il faut chercher, dans les données de nos expériences, des tendances d'ordre général qui, malgré la variabilité des chiffres, se dégagent d'ailleurs de façon évidente.

Avant de les découvrir, quelques remarques s'imposent.

1) dans les cas de *Melandryum* et du pommier, les trois milieux de numération (extrait de feuilles, malt et peptone) donnent des résultats si voisins que nous mentionnerons seulement les résultats obtenus sur le premier d'entre eux. Avec les litières forestières, il nous paraît au contraire utile de reproduire l'ensemble des résultats : malgré l'électivité des milieux dont ils sont le reflet, leurs données concourent à dégager les caractéristiques propres à chaque litière.

2) dans le cas de *Melandryum*, la litière a été placée dans des sols d'humidité et de pH différents mais nos résultats sont tellement voisins dans tous les cas que nous nous sommes crus en droit de reproduire leur moyenne dans le Tab. III. Nous retrouvons ainsi les conclusions de GRIFFIN (1966) pour qui, seules, des conditions extrêmes, telles que la saturation du sol, sont en mesure de modifier la mycoflore des débris végétaux.

3) lorsque nos litières sont enfouies ou maintenues constamment humides, leur évolution diverge plus ou moins de celle des mêmes litières déposées en surface du sol. Chez le pommier les différences sont encore faibles ; dans celui des litières forestières — après 1 an — elles sont plus importantes. Les pertes de poids sont plus élevées sur le matériel humide — et ceci est normal — mais la population microbienne est plus abondante sur les feuilles en humidité fluctuante. Ces différences qui intéressent surtout les bactéries se doublent, chez la callune tout au moins, de modifications qualitatives qui se retrouvent plus ou moins nettement sur les 4 répétitions de chaque traitement.

En humidité constante, la callune noircit et ne montre plus de débris reconnaissables à l'exception de quelques fragments lignifiés de tiges ; elle héberge des actinomycètes et a perdu les 3/4 de son poids. En humidité fluctuante, elle est ocre à brun clair, a conservé son organisation, mais de nombreux rameaux sont décolorés, offrant l'aspect classique d'une pourriture blanche. En outre, si la perte de poids reste plus faible qu'en milieu humide, elle est significativement plus élevée (P = 0,03) que chez les deux autres litières placées dans les mêmes conditions. On sait d'ailleurs qu'une humidité élevée favorise, chez les sciures, la compétition exercée par les espèces du sol vis-à-vis des Hyménomycètes lignivores (MANGENOT, 1966) et peut ainsi déterminer l'élimination de ceux-ci.

A. - Perte de poids.

Au cours des premières semaines, des différences remarquables existent entre les cinq litières : celle de *Melandryum* perd 70 % de son poids en 40 jours, celle de pommier environ moitié moins alors que le mélange des deux, avec 60 % de pertes, occupe une position en quelque sorte intermédiaire. Ces faits sont sans doute en relation avec la teneur élevée des feuilles de *Melandryum* en substances hydrosolubles et facilement hydrolysables (près de 50 % de la matière sèche des feuilles) ainsi qu'en azote. Les trois autres litières se décomposent d'abord lentement, surtout celles de callune et de myrtille dont les pertes ne dépassent pas 10 % en 40 jours et 20 à 25 % en 100 jours. On peut noter, en passant, que MIKOLA (1955) donne pour la myrtille des chiffres plus élevés (42 à 47 % en 100 j) mais très variables suivant les années de récolte. Ensuite, le phénomène s'accélère plus ou moins nettement : dans le cas de la fétuque, le quart de la matière sèche disparaît au cours du 4ᵉ mois, puis la décomposition devient très lente. L'évolution est plus progressive avec callune et myrtille, mais au bout d'un an il reste 25 à 35 % des trois litières suivant leur humidité.

B. - Populations des feuilles.

1. - PHYLLOSPHÈRE.

L'importance numérique des populations des feuilles est en assez bon accord avec les données précédentes et ceci, point remarquable, déjà sur les feuilles vivantes : celles de *Melandryum* portent 10 fois plus de microorganismes que celles de pommier et 40 à 50 fois plus que celles des trois autres espèces (Tab. II). Mais dans tous les cas, les bactéries sont absolument dominantes ce qui correspond à tout ce que nous savons des phyllosphères.

Si l'on compare les populations épiphylles dénombrées sur extrait végétal à celles obtenues sur les milieux standards (malt ou peptone) on constate que, dans le cas de la callune, le nombre des colonies développées est 15 à 20 fois moindre et que cette réduction intéresse surtout les bactéries ; dans le cas de la fétuque, au contraire, le chiffre est légèrement plus élevé sur autolysat et aucun champignon ne s'y développe. Les différences sont moins nettes dans le cas du pommier et de la myrtille : réduction de 1/3 des germes totaux sur autolysat, portant plutôt sur les bactéries dans le premier cas, sur les champignons dans le second. Or à 120 jours nous avons déterminé la population des feuilles de fétuque et de myrtille par ensemencement, à la fois, sur les autolysats des deux plantes. Les chiffres du Tab. II montrent que celui de fétuque favorise les bactéries colonisant les deux espèces alors que l'autolysat de myrtille a un comportement différent suivant les populations et plus ou moins inhibiteur.

2. - FEUILLES EN DÉCOMPOSITION.

Tout naturellement l'importance de la population totale varie dans le même sens que la vitesse de décomposition : au cours d'une première période (40 jours) la litière de *Melandryum* est de beaucoup la plus riche, suivie, dans l'ordre, du pommier, de la fétuque et enfin, à égalité, de la callune et de la myrtille. Le mélange de feuilles de *Melandryum* et de pommier, d'abord très actif, voit sa population baisser rapidement pour atteindre le même niveau que chez le pommier pur. Plus tard les différences s'effacent, la callune demeurant cependant la plus pauvre.

Les tendances générales et les évolutions de nos litières s'expriment aussi très nettement dans la composition qualitative de leur peuplement : sur les feuilles de *Melandryum* on voit se développer une population où les actinomycètes sont de plus en plus prépondérants ; à 10 jours, la population présente encore à peu près les mêmes caractéristiques que dans la phyllosphère : les bactéries sont dominantes et comprennent uniquement des formes pigmentées en jaune et en orange comme on en rencontre sur les feuilles vivantes ; les levures sont encore nombreuses. A 20 jours, ces dernières ont disparu, les formes de la phyllosphère bien que 10 fois plus nombreuses ne représentent plus que 80 % de la population bactérienne et les taux de champignons et d'actinomycètes augmentent. A 80 jours, les bactéries pigmentées ne sont plus qu'une infime minorité : 10 % d'une population bactérienne représentant elle-même moins du 1/10e de la microflore totale dont les actinomycètes forment plus des 4/10e. Ces données se retrouvent sur tous les milieux classiques et sont confirmées par 4 répétitions qui, malgré pH et humidité différents fournissent, à des détails près, les mêmes indications.

Mais ces nombreux actinomycètes appartiennent tous à une seule espèce, inactive sur pectine et cellulose et produisant une très nette inhibition des bactéries et d'un champignon pathogène, *Didymella applanata*. La disparition progressive des bactéries pourrait ainsi s'expliquer par des phénomènes d'antagonisme au sein de la litière, phénomènes dont les conséquences se manifestent aussi vis-à-vis des populations pectinolytiques et cellulolytiques : d'abord composées pour 46 et 73 % de bactéries, elles n'en comprennent plus, à 120 jours, que 2 à 12 %, le reste étant constitué uniquement de champignons.

Chez les feuilles de pommier, l'accroissement de la population est plus progressif que dans le cas de *Melandryum* et l'on n'observe plus de pic net à 20 j. mais un maximum modéré à 30 jours à partir duquel les chiffres baissent lentement. Les bactéries sont absolument prépondérantes (85 à 95 %) puis leur taux diminue mais elles représentent toujours plus de la moitié des germes totaux. Les champignons restent en nombre réduit dans la plupart des analyses tandis que les actinomycètes sont de plus en plus abondants, avec une grande diversité d'espèces dont certaines attaquent la pectine ou le papier filtre. De plus, les levures demeurent constammment présentes, mais en petit nombre.

La décomposition de la pectine est surtout l'œuvre des actinomycètes chez les feuilles enfouies, de champignons puis d'actinomycètes dans la litière superficielle. Enfin sur cellulose on rencontre des populations complexes où les actinomycètes sont prépondérants dans certains pots, en particulier sur les feuilles enfouies.

Ainsi apparaissent quelques différences entre les traitements : en surface on note aussi des nombres plus élevés de champignons filamenteux et de levures. Mais ceci ne modifie pas essentiellement l'orientation de la population, caractérisée par la dominance des bactéries et l'abondance relative des actinomycètes.

Le mélange de feuilles de *Melandryum* et de pommier comprenant une litière très fragile occupe d'abord une position intermédiaire entre ses deux constituants : le nombre maximum de bactéries est

Tableau II

POPULATIONS DES FEUILLES VIVANTES ET INFLUENCE DES EXTRAITS

Feuilles vivantes	Melandryum B	Melandryum C	Pommier B	Pommier C	Callune B	Callune C	Myrtille B	Myrtille C	Fétuque B	Fétuque C
Peptone	—	—	630	1	75	0	30	0	135	0
Malt	4 700	250	650	1	100	10	75	10	45	2
Extrait végétal	5 500	260	280	1	3	3	30	2	247	0
A 120 jours Peptone							714	143	6 500	250
Malt							1 000	286	625	250
Extrait de feuilles de myrtille							428	71	1 630	375
Extrait de feuilles de fétuque							1 071	286	6 250	750

B, C : nombre de bactéries et de champignons en millions par gramme de matière sèche.

Tableau III

EVOLUTION QUANTITATIVE DE LA MICROFLORE DES LITIERES

(Melandryum et Pommier)

		Melandryum M	Melandryum P	Melandryum C		Melandryum-Pommier M	Melandryum-Pommier P	Melandryum-Pommier C	Pommier M (H)	Pommier M (S)	Pommier P (H)	Pommier P (S)	Pommier C (H)	Pommier C (S)
10 jours	To .	29 000	1 300	460	8 jours	12 300	105	140	3 000	4 850	140	14	11	+
	Ba .	77	46	73		93	52	57	94	97	2	20	87	100
	Ch .	13	54	27		7	48	+	6	3	93	80	13	0
	Ac .	7	0	0		0	0	43	0	0	5	0	0	0
	Le . .	3	0	0		—	0	0	0	0	0	0	0	0
20 jours	To .	740 000	73 500	30 000	15 jours	12 700	2 000	1 400	2 400	6 500	650	1 100	4	20
	Ba .	65	21	70		87	6	3	79	97	0	2	4	48
	Ch .	19	79	30		10	91	97	8	1	39	12	57	5
	Ac .	16	0	0		1	3	0	13	1	61	86	39	47
	Le . .	0	0	0		2	0	0	0	1	0	0	0	0
40 jours	To .	61 000	38 600	14 500	30 jours	5 300	700	2 250	12 500	11 000			260	730
	Ba .	43	17	42		42	5	20	91	80			22	1
	Ch .	15	83	58		22	63	80	5	2			39	3
	Ac .	42	0	0		4	32	0	4	18			39	96
	Le . .	0	0	0		32	0	0	0	+			0	0
120 jours	To .	19 500	6 450	2 400	120 jours	2 450	860	450	3 500	6 000	800	4 000	960	900
	Ba .	17	2	12		68	3	70	60	82	6	1	41	44
	Ch .	31	98	88		7	5	30	20	5	63	0	46	6
	Ac .	49	0	0		24	92	0	6	6	31	99	13	50
	Le . .	0	0	0		1	0	0	14	7	0	0	0	0
	To .				150 jours au verger	10 300	1 045	5	5 700		500		15	
	Ba .					89	11	93	90		0		65	
	Ch .					1	89	7	2		0		3	
	Ac .					+	0	0	7		100		32	
	Le . .					10	0	0	1		0		0	
	To .				180 jours	260	55	27	2 300	1 750	725	1 300	380	580
	Ba .					55	33	5	60	40	3	4	2	0
	Ch .					17	33	95	+	1	1	0	3	5
	Ac .					25	33	0	39	57	96	96	95	95
	Le . .					3	0	0	+	2	0	0	0	0

M : chiffres obtenus sur extrait végétal, dans le cas de *Melandryum*, sinon moyenne des résultats sur peptone, malt et extrait.

P : chiffres sur milieu à la pectine.

+ : moins de 1 million.

To : population totale en millions par gramme de matière sèche.

To, Ba, Ch, Ac, Le : bactéries, champignons, actynomycètes et levures en % de To.

TABLEAU IV
EVOLUTION QUANTITATIVE DE LA MICROFLORE DES LITIERES
(Litières forestières)

		Calluna					Vaccinium					Festuca				
		E	M	p	P	C	E	M	p	P	C	E	M	p	P	C
7 jours	To	48	220	230	14	9	43	44	34	3	8	280	370	550	0	8
	Ba	45	23	30	0	2	0	5	9	0	0	96	65	98		50
	Ch	41	32	28	100	98	56	59	37	100	100	4	35	2		50
	Le	14	45	42	0	0	44	36	54	0	0	0	0	0		0
26 jours	To	55	230	110	5	28	200	410	510	11	3	400	490	1 100	550	210
	Ba	0	3	28	0	0	90	31	25	0	0	68	55	70	0	0
	Ch	99	82	72	0	18	10	38	4	0	50	5	13	2	0	13
	Ac	1	15	+	100	82	0	31	71	100	50	27	32	28	100	87
55 jours	To	690	940	750	310	1 250	580	830	920	75	250	3 400	3 900	4 800	250	12
	Ba	0	0	8	0	0	28	50	81	0	0	99	97	99	0	100
	Ch	100	100	9	100	100	72	50	19	45	100	1	3	+	50	0
	Ac	0	0	83	0	0	0	0	0	55	0	0	0	0	50	0
100 jours	To	130	70	200	20	130	14 000	770	8 400	77	77	10 000	620	7 400	72	21
	Ba	0	0	67	67	0	50	90	88	0	0	26	11	92	0	0
	Ch	100	100	33	33	100	18	10	4	100	100	21	11	+	0	100
	Ac	0	0	0	0	0	32	0	8	0	0	53	78	8	100	0
125 jours	To	250	420	1 750	83	170	500	1 300	860	140	0	7 750	2 400	7 000	500	20
	Ba	0	0	72	0	0	86	78	83	0	0	83	68	93	0	0
	Ch	100	100	28	100	100	14	22	17	50	0	8	16	3	0	100
	Ac	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	9	16	4	100	0
1 an	To	2,5 (H)		30 (S)			4 (H)		75 (S)			16 (H)		125 (S)		
	Ba (p)	72		96			80		99			42		96		
	Ch (mc)	28		2			20		1			24		4		
	Ac (p)	0		2			0		0			34		0		

E, M, p, P, C : chiffres obtenus respectivement sur extrait, mal, peptone, pectine et cellulose.
To : population totale en millions de germes par gramme de matière sèche.
Ba, Ch, Ac, Le : bactéries, champignons, actinomycètes, levures en % de To.
(H) : pots constamment humides. (S) : pots soumis à une humidité fluctuante.
(p) : dénombrés sur peptone. (mc) : dénombrés sur malt-chloramphenicol.

précoce (8 jours) et moins marqué que chez *Melandryum* et l'on pourrait faire des remarques semblables à propos des champignons (max. à 15 j) ; plus tard son comportement se rapproche de celui du pommier, sans doute parce que les feuilles de *Melandryum* sont alors en grande partie décomposées : dominance persistante des bactéries, abondance relative des levures renforcent encore cette impression, mais les actinomycètes occupent une place plus discrète et disparaissent très vite sur cellulose où les champignons sont dominants. Ainsi les deux litières mêlées gardent en partie leurs caractéristiques propres mais exercent cependant une influence certaine l'une sur l'autre.

En même temps que se poursuivait cette étude au laboratoire, des feuilles de pommier et une litière mixte, non broyées, avaient été placées sur le sol d'un verger, dans des sacs de tissu de verre interdisant l'intervention de la mésofaune. Elles ont été analysées au printemps après 150 jours de décomposition. Par certains aspects, leur population se

rapproche de celles des mêmes litières *in vitro* à 15 jours mais leurs tendances générales sont analogues, en tout cas, à celles que nous avons reconnues au laboratoire. Sur les feuilles pures de pommier les bactéries sont dominantes suivies par des actinomycètes appartenant aux mêmes types morphologiques que dans nos pots. Ils sont seuls présents sur pectine et coexistent avec les bactéries sur cellulose. Au total l'équilibre de la microflore diffère surtout de ce que nous avons rencontré *in vitro* par une dominance bactérienne plus marquée.

Sur les litières mêlées, dans la nature, la population beaucoup plus nombreuse qu'au laboratoire, à la même époque, ne comprend pour ainsi dire pas d'actinomycètes : la décomposition de la pectine est fongique et sur cellulose on ne rencontre qu'un petit nombre de bactéries. Tout se passe comme si l'évolution de la matière organique avait été retardée par les intempéries hivernales, mais ce n'est là qu'une simple hypothèse.

En ce qui concerne les litières forestières (Tab. IV), les résultats, basés sur une seule série d'expériences, doivent être interprêtés prudemment mais permettent cependant de considérer comme acquis les points suivants :

1) l'augmentation numérique des populations est beaucoup plus lente que dans les cas précédents et les chiffres les plus élevés ne se rencontrent qu'à 125 jours, de sorte qu'il n'est pas possible de définir l'époque d'activité maximale.

2) la litière de fétuque est de beaucoup la plus riche des trois ; les bactéries y sont très généralement dominantes et les actinomycètes s'y maintiennent à partir de 4 semaines et jusqu'à 1 an, sur les pots les plus humides tout au moins. A une exception près, ils sont les seuls à attaquer la pectine, tandis que sur cellulose tous les groupes peuvent être représentés suivant les époques, c'est-à-dire suivant les pots. Ainsi, seule parmi les trois litières forestières, la fétuque peut héberger de nombreuses bactéries attaquant le papier filtre.

3) La litière de callune offre un tableau exactement inverse : sa population est numériquement la plus faible, même après 1 an. Elle est dominée par les champignons à partir de 4 semaines et ces derniers sont presque toujours les seuls à croître sur pectine et cellulose. Bien plus, après 2 mois, on n'isole plus aucune bactérie sauf sur milieu électif peptoné. Les actinomycètes enfin apparaissent rarement et en nombre réduit. On pourrait s'étonner des chiffres élevés obtenus sur cellulose, chiffres qui dépassent même, une fois, ceux de la population totale dénombrée sur les milieux ordinaires. Il nous semble que cette anomalie peut s'expliquer par le fait que sur la callune on a alors affaire à des *Penicillium* prolifiques, moins abondants sur la graminée.

4) la litière de myrtille offre des tendances moins marquées : tout au début, les champignons l'emportent, puis ils cèdent la première place aux bactéries et aux actinomycètes, mais ces derniers semblent perdre de leur importance avec le temps. Sur pectine ou cellulose, on n'observe jamais de bactéries mais seulement des champignons accompagnés ou même remplacés par les actinomycètes.

C. - **Mycoflore.**

Les données expérimentales sont résumées dans le Graph. I concernant, outre les litières déjà étudiées, les premières données d'une expérience en cours sur *Molinia caerulea*. Elles sont basées sur les résultats cumulés des analyses par dilution et par ensemencement direct de fragments. L'abondance d'une espèce est évaluée par la dilution maximale à laquelle elle est encore représentée et par le pourcentage de fragments qui lui donnent naissance.

Nous avons isolé de ces matériels des champignons appartenant à 65 genres différents et il nous semblerait fastidieux d'en donner la liste, d'autant plus que beaucoup d'entre eux apparaissent au hasard sur un ou quelques pots d'une ou de plusieurs espèces de litières ; il n'est alors évidemment pas possible de tirer de conclusion touchant leur répartition.

D'autres se rencontrent sur toutes les litières : c'est le cas de *Penicillium* mais au niveau spécifique, leur répartition paraît être caractéristique. En effet, si nous considérons seulement les trois litières forestières (Graph. II), la callune en héberge 5 espèces dont les plus fréquentes appartiennent aux séries de *P. aurantio-candidum* et *P. janthinellum* ainsi qu'au groupe des *Asymmetrica divaricata*. Mais *P. frequentans* en est absent alors qu'il est le principal représentant du genre sur myrtille et fétuque.

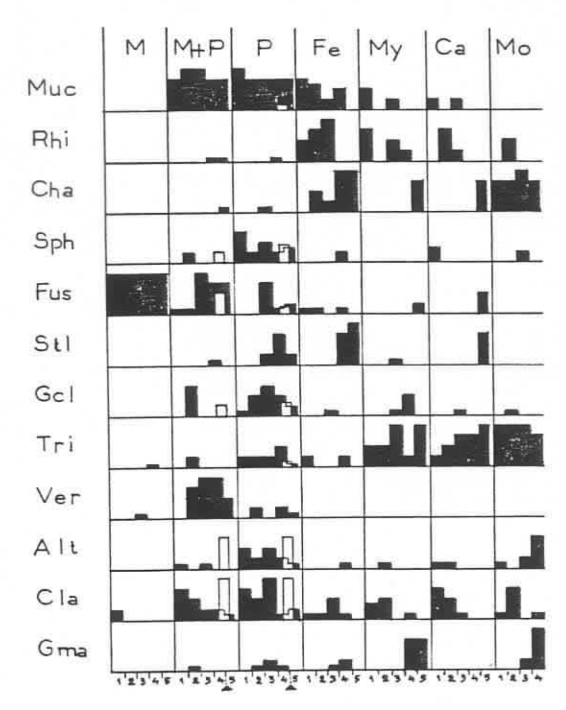
Les *Trichoderma* verts apparaissent aussi sur toutes les litières, mais y atteignent des développements très inégaux : précoces et envahissants sur molinie, ils paraissent ne plus y proliférer après 2 mois ; en tout cas on n'en trouve plus alors que des amas inorganisés de conidies, encore viables d'ailleurs. Ils sont abondants sur myrtille et callune ; moins prolifiques

sur le pommier, ils apparaissent accidentellement sur *Melandryum*, litière mixte et fétuque.

Les *Mucor* montrent une distribution inverse : ils sont constants sur pommier et litière mixte, abondants au début sur fétuque, fugaces sur myrtille et surtout callune, absents ailleurs. *Rhizopus nigricans*, pour sa part, est exceptionnel sur pommier et litière mixte et surtout développé sur les deux graminées — du moins au début — et sur myrtille et callune, mais de façon plus épisodique.

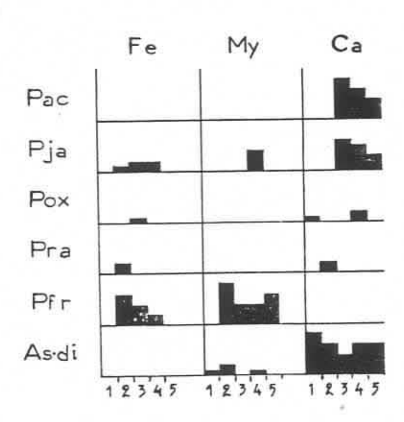
Le genre *Chaetomium* est représenté indifféremment et parfois de façon simultanée par les deux espèces banales *C. globosum* et *C. indicum* ; il atteint sur les deux graminées un développement considérable et précoce. Il est au contraire tardif — après 6 mois — sur callune et myrtille, apparaît rarement sur pommier et litière mixte et fait défaut sur *Melandryum*.

Les feuilles de *Melandryum* sont envahies, dans la nature et dès leur mort, par un *Fusarium* qui, accompagné de quelques mycéliums fuligineux, envahit tous les parenchymes et forme des pelotons jusque dans les poils tecteurs. Dans nos pots, ces mêmes feuilles sont colonisées par *Fusarium roseum*. Celui-ci apparaît sur pommier après 1 mois mais y reste limité



Graphique I. — Mycoflore des différentes litières
M = *Melandryum*. M + P = *Melandryum* et pommier
P = Pommier
Fe = *Festuca sylvatica* My = *Vaccinium myrtillus*
Muc = *Mucor* spp.
Cha = *Chaetomium* spp.
Fus = *Fusarium* spp.
Gcl = *Gliocladium* sp.
Ver = *Verticillium cinnabarinum*
Cla = *Cladosporium herbarum*
Rhi = *Rhizopus nigricans*
Sph = Spéropsidates (*Phoma, Pyrenochaeta*, etc.)
Stl = Stilbacées (*Graphium, Stysanus*, etc.)
Tri = *Trichoderma spp.* (excl. *T. album*)
Alt = *Alternaria* spp.
Gma = *Gliomastix murorum*

Les chiffres 1, 2, 3, 4, 5 correspondent respectivemen à 10, 20, 40, 80 et 120 jours d'incubation pour la colonne M : à 8, 15, 30, 120 et 180 jours pour M + P et P ; à 7, 25, 55, 120 et 365 jours pour Fe, My, Ca ; à 12, 30, 60 et 210 jours pour Mo. △ = 150 jours dans la nature.



Graphique II. — Répartition des *Penicillium* chez les litières forestières.
Fe = *Festuca sylvatica* My = *Vaccinium myrtillus*
Ca = *Calluna vulgaris*
Pac = *P. aurantio-candidum* gr.
Pox = *P. oxalicum*
Pfr = *P. frequentans*
Pja = *P. janthinellum* gr.
Pra = *P. ramigena* gr.
As-di = sect. *Asymetrica divaricata.*
Pour la signification des chiffres, voir graphique 1.

alors que sur litière mixte il existe dès 8 jours, prolifère intensément à 1 mois et demeure abondant jusqu'à la fin de nos essais. Au contraire, les *Fusarium* sont rares sur les trois litières forestières. On ne peut manquer de rapprocher ces indications du fait bien connu (cf. la mise au point de MISHUSTIN et al., 1960) que les *Fusarium* sont plus abondants sous végétation herbacée que dans les forêts tempérées et que les *Chaetomium* se rencontrent plutôt dans les sols cultivés riches.

Les autres remarques que nous pouvons faire sont peut-être moins importantes :

Alternaria et surtout *Cladosporium* sont des espèces plutôt précoces, disparaissant moins vite toutefois

que *Pullularia* rencontré ici seulement sur les espèces ligneuses au cours des premières semaines de décomposition.

Verticillium cinnabarium envahit la litière mixte et *Gliomastix* celles de myrtille et de molinie en fin d'évolution. Le pommier héberge, plus que toutes les autres litières, une flore variée et abondante de Sphéropsidales qui se trouvent éliminées de la litière mixte.

Ce qu'il importe de retenir c'est que la mycoflore des différentes litières ne varie pas seulement de façon quantitative mais aussi qualitative de sorte que, à chacune d'entre elles correspond un tableau floristique particulier : extrême uniformité chez *Melandryum* où n'existent plus guère, après 1 mois, que *Fusarium roseum* et de rares *Penicillium* et *Verticillium* ; diversité considérable du pommier qui nous a fourni des représentants de 34 genres différents ; présence régulière d'un *Coprinus* sur les litières de molinie, qu'elles proviennent d'Alsace ou des Landes, etc.

III. - DISCUSSION

Nous avons étudié de façon méthodique la décomposition *in vitro* de cinq litières de caractéristiques bien différentes : une espèce herbacée, riche en azote et fragile, les feuilles d'un arbre fruitier et trois herbes ou arbrisseaux de nos forêts dont la présence est liée à des types d'humus opposés.

1) Nous devons nous demander, en premier lieu, quelle est la signification de nos résultats ; en effet, il nous a été impossible pour des raisons matérielles, de procéder à chaque époque à l'analyse précise de plusieurs pots, de sorte que nos chiffres correspondent à des cas individuels. Par contre les analyses sont faites, d'une période à l'autre, sur des pots différents de sorte que, si une même tendance se remarque chez une litière, tout au long de son évolution, elle ne peut être attribuée au hasard.

2) Toutes nos analyses concordent pour montrer les caractères suivants propres à chaque litière :

Celle de *Melandryum* porte la population la plus abondante, avec une mycoflore peu variée, dominée par *Fusarium roseum* et une prépondérance de plus en plus nette d'un *Streptomyces*.

Celle du pommier est peut-être la plus riche, non pas numériquement, mais par la diversité de sa population fongique ; les levures y persistent plus longtemps qu'ailleurs, les actinomycètes y sont variés, aux activités multiples et cependant les bactéries sont toujours dominantes.

Si on la mêle à des feuilles de *Melandryum*, le nombre des espèces fongiques diminue et *Fusarium roseum* se trouve stimulé ; d'autre part, les actinomycètes offrent les mêmes caractéristiques que sur pommier et les bactéries l'emportent encore une fois sur les autres groupes.

Les deux graminées ont pour caractère commun l'importance des *Chaetomium* mais la fétuque exerce une action sélective vis-à-vis des bactéries et dépressive pour *Trichoderma*.

Enfin la callune est peut-être la plus remarquable parmi les six espèces que nous avons à l'étude en raison de l'effet inhibiteur qu'elle manifeste vis-à-vis des bactéries, de sa richesse en *Penicillium* et de son aptitude à subir une pourriture blanche, tout au moins en milieu aéré, c'est-à-dire dans des conditions plus proches de celles de la nature.

Cette notion de la spécificité de la microflore des litières n'est d'ailleurs pas nouvelle et a été défendue par divers auteurs. MIKOLA et HINTIKKA (1956) ont étudié, eux aussi *in vitro*, la décomposition de diverses espèces ; leurs méthodes d'analyse assez sommaires ne leur ont permis de mettre en évidence qu'un petit nombre de formes très banales et cependant leurs données constituent déjà des indications précieuses. Dans la nature, SOWDEN et IVARSON (1959), MEYER (1960) constatent que les champignons et, en particulier, les *Penicillium*, sont plus nombreux sur les aiguilles des Conifères que sur les feuilles de hêtre. SMIT et WIERINGA (1953) signalent la fréquence de *Pullularia* sur les feuilles de divers arbres et arbustes, mais non sur chêne et sur Conifères. RYBAL'KINA et KONONENKO (1959) rencontrent deux espèces de *Fusarium* sur les herbes spontanées, en particulier les *Artemisia*, et *Rhizopus* sur les plantes cultivées.

Les raisons de cette spécificité sont mal connues et nous n'avons pas à en discuter ici. Rappelons seulement qu'elles se trouvent, au moins en partie, dans les caractères des constituants hydrosolubles de la feuille, mais aussi des produits résultant de leur transformation. Ces substances peuvent intervenir de différentes façons. Certaines sont toxiques tels les composés phénoliques (cf. p. ex. sur ce point BUKATSCH

et SAURIG, 1963), acides et lactones, dérivés soufrés. Ainsi s'explique sans doute l'effet de nos autolysats de myrtille et de callune. On peut concevoir aussi l'existence de substances ou d'équilibres alimentaires particuliers stimulant la croissance de certaines catégories de microorganismes aux dépens des autres. Peut-être est-ce le cas de la fétuque, mais c'est une simple hypothèse. Quant à l'autolysat de *Melandryum,* il paraît dépourvu de toxicité mais les substances brunes qui s'y forment spontanément par oxydation à l'air sont surtout attaquées par les *Strepto myces* que nous avons isolés des litières de cette espèce (MANGENOT, JACQUIN et METCHE, 1966).

3) En face de cette action spécifique de la plante, l'influence des conditions du milieu apparaît moins importante. Nous avons comparé l'évolution des litières de *Melandryum* et de pommier dans des sols artificiels de pH 6 et 7,9 sans noter d'autre différence qu'une décomposition un peu plus lente en milieu basique.

L'humidité du sol et de la litière est plus importante. Tout naturellement, les feuilles maintenues plus humides ou plus constamment humides se décomposent un peu plus vite et sont plus riches en bactéries et actinomycètes aux dépens des levures et des champignons filamenteux. Mais ces modifications restent discrètes dans la plupart des cas et ne masquent jamais la spécificité de la microflore. Il arrive bien que le développement de certaines espèces fongiques soit accéléré ou ralenti suivant les cas : ainsi *Fusarium roseum* est peut-être moins constamment présent sur les feuilles enfouies de pommier qu'en surface du sol. *Chaetomium* est plus précoce sur les feuilles sèches de molinie où *Gliomastix* fait défaut.

C'est chez la callune, seule, que ces différences sont spectaculaires ; nous avons vu comment, en milieu constamment humide, elle noircissait ; on y rencontre alors *Fusarium, Memnoniella* et *Graphium.* Dans des conditions d'humidité fluctuante, elle blanchit et porte *Stysanus, Spicaria* et de nombreux *Aspergillus.* Mais cet effet spectaculaire de l'humidité est lui-même en quelque sorte spécifique ; on sait par ailleurs que les Basidiomycètes des « pourritures blanches » jouent un rôle essentiel dans la décomposition de la litière de hêtre alors qu'ils n'ont pas été rencontrés chez l'épicéa (MEYER, 1960 - SAITO, 1956).

Ainsi l'influence du milieu apparaît, en quelque sorte, comme subordonnée à celle de l'espèce, du moins dans nos expériences où les variations des facteurs externes restent modérées.

Nous retrouvons ainsi le point de vue de MELIN (1930) qui déniait au pH une action décisive sur la vitesse de décomposition des feuilles d'arbres. WITKAMP et VAN DER DRIFT (1961), de leur côté estiment que la formation du mull ou du mor est plus commandée par la nature des litières que par les facteurs topographiques et climatiques. WITKAMP (1963) étudiant l'action de différents facteurs écologiques et nutritionnels n'observe d'action significative ($P < 0,05$) que de la part de l'espèce sur le nombre de champignons et de la part du peuplement sur le nombre de bactéries.

Mais il ne faut pas oublier que les facteurs externes peuvent encore intervenir de façon indirecte en modifiant la composition chimique de la plante, en particulier sa teneur en polyphénols.

4) Nous avons ensemencé nos litières de *Melandryum* à l'aide de deux sols différents, terreau acide et terre franche neutre, sans assister à un bouleversement de leur microflore et bien que nos milieux aient été ajustés aux pH respectifs de leurs inoculums. Un an après, la litière mixte, ensemencée par un troisième type de sol, paraît héberger encore une fois des populations semblables dans la mesure où la présence de feuilles de pommier permet des comparaisons : on note la même tendance à l'appauvrissement de la mycoflore où *Fusarium* occupe une place importante. D'ailleurs nous avions déjà remarqué, dans le cas des sciures (MANGENOT et REYMOND, 1963) le peu d'importance de l'inoculum utilisé.

Il est probable que la population de la litière s'édifie d'abord à partir des habitants de la phyllosphère et d'épiphylles casuels et plus ou moins actifs (cf. DICKINSON, 1966). Chez *Melandryum,* nous avons décrit plus haut la disparition des bactéries pigmentées de la phyllosphère remplacées par des espèces achromogènes dont *Bacillus mycoïdes.* Mais si l'on utilise pour milieu d'isolement un autolysat de *Melandryum,* on constate la présence de ces espèces apigmentées à la surface de la feuille vivante où elles sont aussi nombreuses que les souches colorées.

Par la suite, l'influence élective de la litière s'atténue au fur et à mesure que sa composition chimique s'altère : les *Chaetomium,* précoces sur les seules graminées se rencontrent au bout de 6 mois chez la myrtille et d'un an chez la callune. Dans la nature, MEYER (1960), ne recconnaît l'influence de la litière que dans les couches L et F. Les aiguilles de pin sont envahies par la microflore du sol moins d'un an après leur chute (KENDRICK, 1958, 1959). Mais

en même temps de nouveaux débris sont venus s'accumuler pour reconstituer, en surface, la litière et sa population spécifique. Peut-être cela explique-t-il, en partie, pourquoi des analogies évidentes se maintiennent entre la population du sol lui-même et les caractères de la litière qui le recouvre.

5) Nous avons admis le caractère artificiel de nos expériences et nous voudrions, pour conclure, essayer de découvrir les analogies existant entre leurs résultats et les observations faites dans la nature par différents auteurs.

Le couvert végétal est rarement pur et fournit le plus souvent au sol des débris mêlés dont les effets se combinent tendant à déterminer une micropopulation moyenne. Nous rejoignons ainsi les remarques de GRIFFITHS (1955) et d'autres encore, reconnaissant à côté de l'influence de l'espèce, celle de l'association.

Si les membres de cette dernière exercent des actions électives convergentes, la microflore présente un déséquilibre qui se manifeste par une activité partielle et la persistance sur le sol de résidus incomplètement transformés.

Par exemple sous pin et callune, tous deux, favorables aux champignons et, en particulier, aux *Penicillium*, les débris végétaux, coriaces, résistants à l'action de la faune, défavorables à l'activité bactérienne subissent une évolution partielle conduisant à l'accumulation d'humus brut où l'on sait précisément que les champignons sont dominants.

Dans certaines conditions, réalisées au moins dans les formations ouvertes et drainées, la callune est le siège d'une pourriture blanche dont HANDLEY (1954) avait aperçu les effets puisqu'il signalait la disparition rapide des tissus conducteurs. La litière garde alors son aspect fibreux parce que les membranes cellulosiques subsistent et nous n'avons en effet trouvé, dans nos pots, aucun cellulolytique actif, du moins au cours des premiers mois.

L'invasion du sol par des espèces herbacées (*Melandryum* qui, du fait de sa nitrophilie, est le signe d'un enrichissement du sol) accélère sans doute les transformations en introduisant des formes plus actives et plus diverses. La fétuque, stimulant la croissance des bactéries et les activités cellulolytiques (bactéries, *Chaetomium*) se rencontre sur mull où les bactéries abondent et HANDLEY (loc. cit.) rappelait que la tourbe de *Phragmites* contient peu de cellulose.

Nos expériences *in vitro* représentent sans doute une simplification, une schématisation de phénomènes naturels beaucoup plus complexes, mais pour comprendre ceux-ci, peut-être est-il indispensable de les fractionner en processus élémentaires dont il restera enfin à faire la synthèse.

RÉSUMÉ

On a étudié, *in vitro,* en présence de sol artificiel et dans des conditions différentes de pH et d'humidité, la décomposition de cinq litières pures et une litière mixte. Pour chacune d'entre elles, on a déterminé la perte de poids, l'évolution du pH et la composition de la microflore. On a constaté ainsi que chaque litière exerçait un effet électif vis-à-vis de certains groupes de microorganismes et de certaines espèces fongiques. Celles qui favorisent les bactéries, les actinomycètes, les champignons cellulolytiques puissants sont rapidement décomposées : c'est le cas du pommier, de *Melandryum* et, en forêt, de *Festuca sylvatica.* La callune liée aux humus bruts sélectionne les champignons filamenteux. La myrtille occupe une position intermédiaire.

BIBLIOGRAPHIE

BUKATSCH (F.), SAURIG (D.) - 1963. — Die Wirkung von wässrigen Herbstlaubauszügen auf *Azotobacter chroococcum* and *A. agile. Zbl. Bakteriol. Parasitkde Infekt. Hyg.* Abt. II. **117**. 117 - 128.

DICKINSON (C.H.) - 1965. — The mycoflora associated with *Halimione portulacoïdes*. III. Fungi on green and moribund leaves.
Trans. Brit. myc. Soc. **48**. 603 - 610.

GRIFFIN (D.M.) - 1966. — Soil physical factors and the ecology of fungi. IV. Influence of the soil atmosphere. *Trans. Brit. myc. Soc.* **49**. 115 - 120.

GRIFFITHS (E.) - 1955. — Fungi and Grassland.
Agric. Progr. **30**. 52 - 58.

HANDLEY (W.R.C.) - 1954. — Mull and mor formation in relation to forest soils.
For. Comm. Bull. n° 23. 115 pp.

Hogg (B.M.), Hudson (H.J.) - 1966. — Microfungi on leaves of *Fagus sylvatica*.
Trans. Brit. myc. Soc. **49**. 185 - 192.

Höhne (H.). - 1963. — Untersuchungen über die Pufferkraft und das C/N Verhältnis der Streu von Waldbodenpflanzen, Straüchern und Baümen.
Arch. Forstwes. **12**. 842 - 863.

Hudson (H.J.), Webster (J.) - 1958. — Succession of fungi on decaying stems of *Agropyron repens*.
Trans. Brit. myc. Soc. **41**. 167 - 177.

Jacquin (F.), Mangenot (F.) - 1964. — Formation de composés de type humique à partir d'extraits aqueux de *Melandryum sylvestre* (Schkuhr.) Roehl.
C.R. Acad. Sc. Paris. **258**. 4607 - 4610.

Kendrick (W.B.) - 1958. — Microfungi in pine litter.
Nature, Lond. **181**. 432.

Kendrick (W.B.) - 1959. — The time factor in decomposition of coniferous leaf litter.
Canad. J. Bot. **37**. 907 - 912.

Kendrick (W.B.), Burges (A.) - 1962. — Biological aspects of the decay of *Pinus sylvestris* leaf litter.
Nova Hedwig. **4**. 313 - 342. Pl. 65 - 78.

Luppi-Mosca (A.M.) - 1961. — Primo contributo alla micologia della copertura morta dei boschi di latifoglie.
Allionia. **7**. 39 - 58.

Mangenot (F.) - 1963. — Préparation d'autolysats de feuilles destinés à la culture de parasites maculicoles.
Bull. Ec. nat. sup, agron. Nancy. **5**. 173 - 188.

Mangenot (F.) - 1966. — Influence de certaines fractions extraites du bois sur la compétition entre champignons lignivores et populations du sol.
Material u. Organismen (sous presse).

Mangenot (F.), Jacquin (F.), Metche (M.) - 1966. — A propos des interactions plante-sol. I. Les exsudats foliaires peuvent-ils être une source de substances humiques ?
Oecol. Plant. **1**. 79 - 102.

Mangenot (F.), Reymond (J.) - 1963. — Populations microbiennes des bois. V. Influence de quelques sources de carbone et d'azote sur la décomposititon d'une sciure.
Rev. gén. Bot. **70**. 107 - 129.

Melin (E.) - 1930. — Biological decomposition of some types of litter from north american forests.
Ecology. **11**. 72 - 101.

Meyer (F.H.) - 1959. — Untersuchung über die Aktivität der Mikroorganismen in Mull, Moder und Rohhumus.
Arch. f. Mikrobiol. **33**. 149 - 169.

Meyer (F.H.) - 1960. — Vergleich des mikrobiellen Abbaus von Fichten und Buchenstreu auf verschiedenen Bodentypen.
Arch. f. Mikrobiol. **35**. 340 - 360.

Mikola (P.) - 1955. — Experiments on the rate of decomposition of forest litter.
Comm. Inst. forest. Fenn. **43**. N° 1. 50 pp.

Mikola (P.), Hintikka (V.) - 1956. — The development of a microbial population in decomposing forest litter.
Comm. Inst. forest. Fenn. **46**. N° 5. 13 pp.

Mishustin (E.N.), Pushkinskaja (O.I.), Tepljakova (Z.F.) - 1961. — Ecologogeograficheskoe rasprostranenie mikroskopicheskikh pochvennikh gribov.
Trudy Inst. Pochvoved. A. N. Kazakhst. S.S.S.R. **12**. 3 - 64.

Pugh (G.J.F.) - 1958. — Leaf litter fungi found on *Carex paniculata*.
Trans. Brit. myc. Soc. **41**. 185 - 195.

Rybal'kina (A.V.), Kononenko (E.V.) - 1959. — Mikroflora razlagajushchikhsa rastitelnykh ostatkov.
Pochvovedenie 1959 n° 5. 21 - 34.

Saito (T.) - 1956. — Microbial decomposition of beech litter.
Ecol. Rev. **14**. 141 - 147.

Saito (T.) - 1960. — Microbial decomposition of fir litter.
Sci. Rep. Tôhoku Univ. Ser. IV. Biol. **26**. 133 - 138.

Smit (J.), Wieringa (K.T.) - 1953. — Microbiological decomposition of litter.
Nature, Lond. **171**. 794 - 795.

Sowden (K.C.), Ivarson (F.J.) - 1959. — Decomposition of forest litter. I. Production of ammonia and nitrate nitrogen, changes in microbial population, and rate of decomposition.
Plant Soil. **11**. 237 - 248.

Stevenson (I.L.) - 1962. — The effect of decomposition of various crop plants on the metabolic activity of the soil microflora.
Canad. J. Microbiol. **8**. 501 - 509.

Witkamp (M.) - 1960. — Seasonal fluctuations of the fungus flora in mull and mor of an oak forest.
Publ. Inst. biol. Field Res., Arnhem. **46**. 1 - 52.

Witkamp (M.) - 1963. — Microbial populations of leaf litter in relation to environmental conditions and decomposition.
Ecology. **44**. 370 - 377.

Witkamp (M.), Van Der Drift (J.) - 1961. — Breakdown of forest litter in relation to environmental factors.
Plant Soil. **15**. 295 - 311.
